



TITLE:

真正粘菌変形体による最適ネットワーク(第2回生物数学の理論とその応用)

AUTHOR(S):

手老, 篤史; 小林, 亮; 中垣, 俊之

CITATION:

手老, 篤史 ...[et al]. 真正粘菌変形体による最適ネットワーク(第2回生物数学の理論とその応用). 数理解析研究所講究録 2006, 1499: 159-166

ISSUE DATE:

2006-07

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/58385>

RIGHT:

真正粘菌変形体による最適ネットワーク

北海道大学・理学研究科 手老 篤史 (Atsushi Tero)
Faculty of Science, Hokkaido University

広島大学・理学研究科 小林 亮 (Ryo Kobayashi)
Department of Mathematical and Life Sciences, Hiroshima University

北海道大学・創成科学共同研究機構 中垣 俊之 (Toshiyuki Nakagaki)
Creative Research Initiative "SOUSEI", Hokkaido University

はじめに

真正粘菌 *Physarum polycephalum* の変形体は、栄養物質や化学信号を循環させる為の管状の構造をしたネットワークを持っています。この管ネットワークは外的条件に応じて数時間の周期で分解したり再構築されたりするので、適応的なネットワークの非常に良い具体例となっており、特にこの変形体が迷路を解くという実験結果もあります (Fig.1)。ですが、複雑な構造を持たず、局所的な情報しか得られない変形体が大域的な問題である最適ネットワーク問題を解くことができるという事は興味深い問題であるという事ができます。本発表ではこの変形体のモデル方程式を作る事によって、最短経路を求める手法を得、変形体が作るネットワーク構造について考えます。

実際の変形体では餌周辺に集まった変形体が作り出す圧力差によって管内の原形質は流動します。そしてこの管は原形質流動の多いとより太く成長する一方、流量の無い管は減衰し、消滅する性質を持っています。このことから我々は変形体の管ネットワークを再現する為のモデル方程式を2つの部分から構成しました。1つは管内を流れる原形質流動の方程式であり、もう1つは管の太さの変化をあらわす方程式です。

簡単に言えば我々のモデル方程式は迷路を電気回路とみなします。すなわち、迷路の通路を抵抗とみなし、スタートとゴールには電源が繋がっていると考えます。そしてスタートからゴールまで一定の電流を流し、電流が多く流れた経路の抵抗を下げる事によって電流をより流れやすくします。すると、迷路の行き止まりや遠回りの経路は電流が流れづらく、抵抗が上がり、最終的には抵抗が無限大になる(管が消失する)という結果が得られます。この事から後述の変数 $p_i, L_{ij}/D_{ij}, Q_{ij}$ はそれぞれ電圧、抵抗、電流とみなす事ができます。

ここでは Fig.1 のように迷路を離散グラフで表現します。そして餌を置く場所に対応する2つのノードを N_1 と N_2 と番号付け、他のノードは $N_3, N_4, N_5 \dots$ とそれぞれ番号付けられます。 N_i と N_j の間のエッジを M_{ij} と呼びます。両端が同じ組のノードに2つ以上のエッジがある場合、それらは $M_{ij}^1, M_{ij}^2 \dots$ と番号付けられま

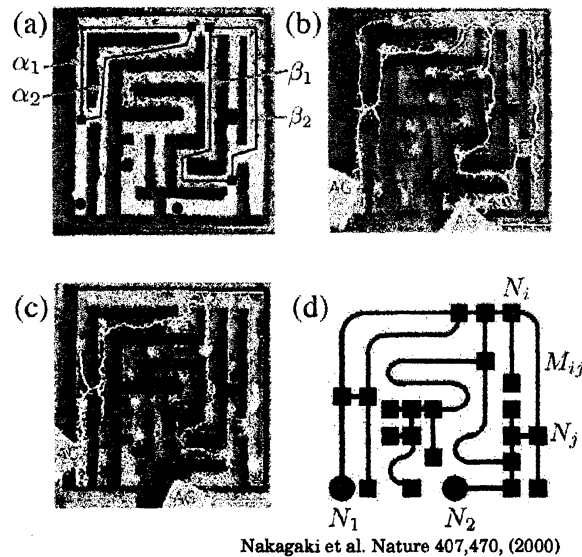


Figure 1: (a)-(c) は変形体が迷路を解く過程です。初期状態 (a) で迷路に敷き詰められた変形体は餌が与えられると、(b) のように行き止まりから撤退し、最終的には (c) のように 2 点間を結ぶ最短経路上で管ネットワークを残します。(d) は離散グラフによる迷路の表現です。丸印は餌を置く点であり、迷路のスタート N_1 およびゴール N_2 を表し、他のノードは正方形で示されています。

す。各ノード N_i は 1 つのパラメータ $p_i(t)$ を持っています。これは管の壁が管内の原形質を押し出す圧力をあらわします。各エッジ M_{ij} は 3 つのパラメータ L_{ij} 、 $D_{ij}(t)$ 、 $Q_{ij}(t)$ を持ちます。 L_{ij} は管の長さを表し、 D_{ij} は管の伝導率を表します。太い管はより多くの原形質を流動させるため、 D_{ij} は管の太さとも考える事ができます。 Q_{ij} は管内を流れる原形質の流量を表します。

管内の原形質流動をポワズユ流で近似する事により、電気回路における $E = RI$ の式と同じように次の方程式が成り立ちます。

$$Q_{ij} = \frac{D_{ij}}{L_{ij}}(p_i - p_j)$$

この式は管内の原形質流動は管の伝導率（太さ）と圧力差に比例し、長さに反比例するという意味です。また、各ノードに流れ込んだ原形質の量と流れ出る原形質の量は釣り合っているという事から、電気回路におけるキルヒホッフの法則が成り立ちます。

$$\sum_i Q_{ij} = 0 \quad (j \neq 1, 2)$$

また、実際の変形体では餌の周りのアクチン・ミオシン繊維は、約 2 分の周期の周期的な収縮弛緩運動を行います。この収縮弛緩運動は原形質に圧力をかけ、それによりゾルは管の中に流れ込み、管を通ってもう一方の端から流れ出ます。そのため管の中の原形質流動は往復流動しています。ですが、往復流動の周期（約 2 分）は管の成長のタイムスケール（約 1 時間）に比べて短いので、ここでは一方向の定常

流とみなします。

$$\sum_i Q_{i1} + I_0 = 0$$

$$\sum_i Q_{i2} - I_0 = 0$$

ここで I_0 は定数です。

次に管の太さの変化について考えます。変形体において流量の多い管は成長するのに対し、流量の無い管は減衰、消滅するので、管の成長方程式を次のようにおきます。

$$\frac{d}{dt} D_{ij} = f(|Q_{ij}|) - r D_{ij}.$$

f は連続単調増加関数で、 $f(0) = 0$ を満たします。次節ではいろいろな f によるシミュレーション結果を紹介します。

T 字型容器を用いた実験のシミュレーション

迷路を解く実験では、最初に行き止まりの経路上の管が消滅します。この性質をより詳しく考察する為に、Fig.2 に示されるような実験を行いました。この実験は最初に T 字型容器上に変形体が満たされている状態で、2 点に餌を置くと (Fig.2-(a))、最終的には行き止まりの部分の管が消滅するという結果になりました (Fig.2-(b))。私たちは、この実験の結果を再現するために図 2 (c) のグラフを使用しました。この場合は関数 $f(Q)$ の形式および I_0 の値にかかわらず $Q_{13} = Q_{32} = I_0$ 、 $Q_{34} = 0$ になります。したがって、 D_{34} は指数関数的に 0 に収束します。このことから、行き止まりの経路上の管は原形質流動を持たないので、最終的には管が消滅する事を示します。この事は一般的なグラフであっても成り立ちます。

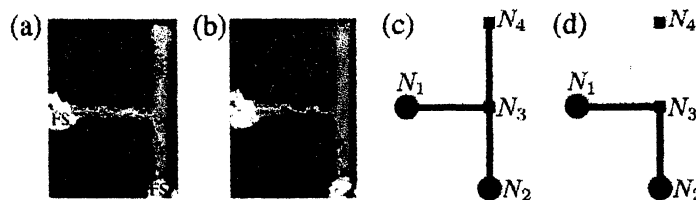


Figure 2: (a)(b) は T 字型容器を用いた実験の初期条件および最終状態を示します。(c)(d) は 4 つのノードおよび 3 つのエッジから成る離散グラフのシミュレーションの初期状態と最終状態をそれぞれ示します。黒線の幅は、各パスの伝導性 D をあらわします。最終的には $D_{34} \rightarrow 0$ になります。

リング型容器を用いた実験のシミュレーション

次に餌間の経路が 2 つ以上ある場合について考えます。その為の単純な例として Fig.3 のようなリング型容器を用いた場合について考えます。この場合のシミュレーション結果は f の形に依存するので、それぞれの f について説明していきたいと思ひます。記号の単純化のために、この節では $L_{12}^i, Q_{12}^i, D_{12}^i (i = 1, 2)$ を L_i, Q_i, D_i と書きます。

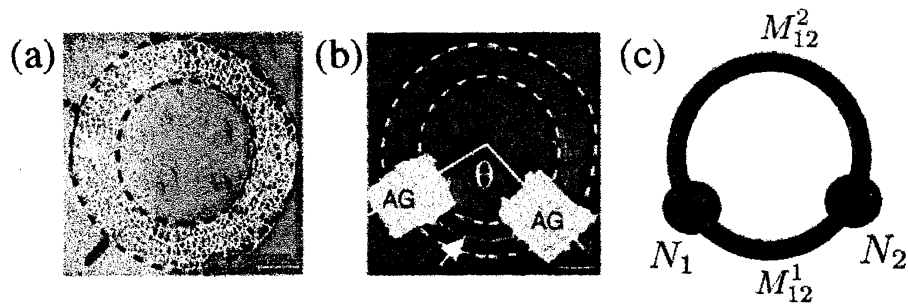


Figure 3: (a)(b) はリング型の実験の初期条件および最終状態を示します。対応する離散グラフは (c) で示されます。2つのノード N_1, N_2 と2つのエッジ M_{12}^1, M_{12}^2 から構成されています。この実験では、多くの場合において短い経路上の管が残りましたが、場合によっては長い経路上の管が残る場合や、両方の経路上の管が残ったり、管が全く残らない場合もありました。

・ $f(q) = q^\mu$ ($\mu = 1$) の場合

$L_1 = L_2$ の場合と $L_1 \neq L_2$ の場合では結果が異なるので、それぞれの場合について説明します。

(i) $L_1 \neq L_2$ (対称性より $L_1 < L_2$ を仮定)

Fig.4(a) の中で示されるように2つの平衡点 A_1 および A_2 があります。 A_1 は安定で、初期状態に依存せず最終的には A_1 に収束します。このことは短い経路上の管が初期状態にかかわらず残ることを意味します。

(ii) $L_1 = L_2$

この場合2点間の最短経路は複数 (M_1 と M_2 の両方) ある事になります。 Fig.4(b) はシミュレーションの結果を示します。この特別な場合では、線分 A_1A_2 の上の点はすべて安定平衡点です。最短経路が複数あるのでその両方の経路上の管が残っています。

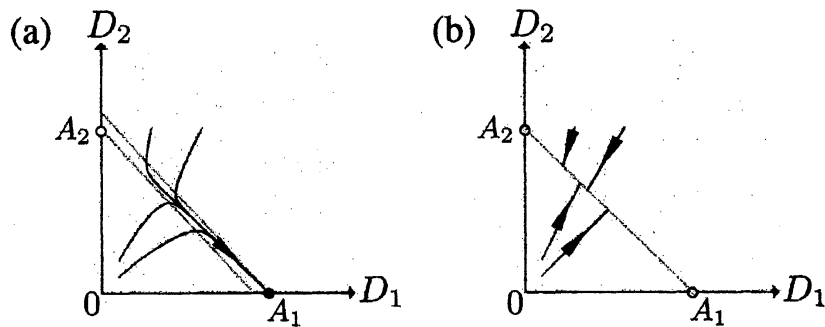


Figure 4: 黒曲線は解軌道を示します。また、灰色の直線はヌルラインです。黒丸は安定平衡点を白丸は不安定平衡点を示します。 $L_1 < L_2$ の場合、すべての軌道は平衡点 A_1 に収束し、短いほうの経路上でのみ管が残る事がわかります (a)。 $L_1 = L_2$ の場合、最短経路はどちらの経路も最短経路なので、両方の経路上で管が残ります (b)。

・ $f(q) = q^\mu$ ($\mu > 1$) の場合

Fig.5(a) は $\mu > 1$ の解軌道をあらわします。解軌道は2つの平衡点 A_1, A_2 のうちのどちらかに初期値に依存し収束します。初期状態で長く細い管ほど消える傾向があります。正確に言えば、初期状態で $D_1^{\mu-1}/L_1^\mu$ の値が大きい管が最終的に残ります。

・ $f(q) = q^\mu$ ($0 < \mu < 1$) の場合

Fig.5(b) は $0 < \mu < 1$ の解軌道をあらわします。Fig.5(b) の中で示されるように、最終状態は平衡点 B になります。すなわち初期条件にかかわらず両方の管が残ります。

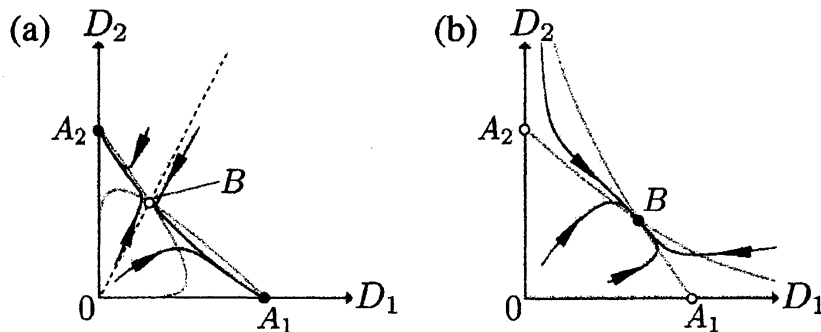


Figure 5: 黒丸は安定平衡点をあらわします。また、白丸は不安定平衡点を示します。(a) $\mu > 1$ のシミュレーション結果です。点線 $D_1/D_2 = (L_1/L_2)^{\mu/(\mu-1)}$ は、平衡点 A_1 と A_2 のセパトリクスです。初期値により1本の管が残ります。(b) $0 < \mu < 1$ のシミュレーション結果です。初期値に依存せず全ての管が残ります。

最短経路問題の解法について

ここでは $\mu = 1$ の場合について詳しく考えます。前節でのシミュレーションより $\mu = 1$ の場合は「行き止まりの管が消え」、「必ず短い経路上の管だけが残る」という結果になっていました。これらの事から $\mu = 1$ の方程式は一般の離散グラフにおいて最短経路を発見する手法になっていると予想する事ができます。この予想に基づいてシミュレーションを行った結果、実際に様々な離散グラフに対しての最短経路が正確に求まっていました。

迷路を解く実験の再現

ここでは最短経路を求めるシミュレーション結果の一例として、迷路を解く実験のシミュレーションを紹介する。Fig.6に示されたとおり、まず行き止まりの経路上の管が消え、最後には最短経路上の管のみが残っている。

拡張：重み付最短経路の解法について

変形体を使った重み付最短経路の解法を示唆する次のような実験があります。初期状態として長方形の容器に変形体を満たし、対角上に餌を置きます。通常であれ

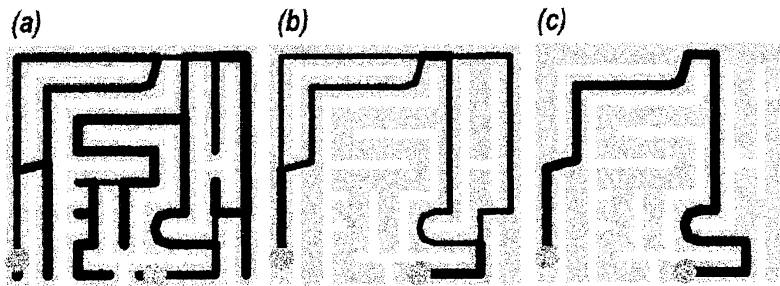


Figure 6: 変形体が迷路を解く実験のシミュレーション。(a)は初期状態。実際の変形体と同じように (Fig.1 参照) まずは行き止まり上の管が消え (b)、最終的には最短経路上の管のみが残っている (c)。

ば対角線が最短経路なので、その上に変形体は管を残すはずですがこの実験では Fig.7 で示したように長方形の一部の領域にのみ強い光を当てました。変形体は強い光を嫌い、管を素早く減衰させます。そして最終的には明るい部分での管の長さを短くするような管を残します。これはすなわち明るい部分の管の長さを暗い部分に比べて重く見積もった最短経路を見つけていると考える事ができます。我々はこの実験を再現することによりその改良されたモデル方程式が離散グラフ上の重み付の最短経路を求める手法になっていると考えました。実際の変形体にとっては明るい部分の管は暗い部分の管に比べて素早く減衰する事から、管の成長方程式を以下のように書き換えました。

$$\frac{d}{dt}D_{ij} = |Q_{ij}| - r(x)D_{ij}.$$

すなわち管の減衰速度を場所依存させ、明るい部分の減衰係数を高く取りました。その結果、 r の値がそのまま管の重みとなり、重み付の最短経路が正確に求まりました。

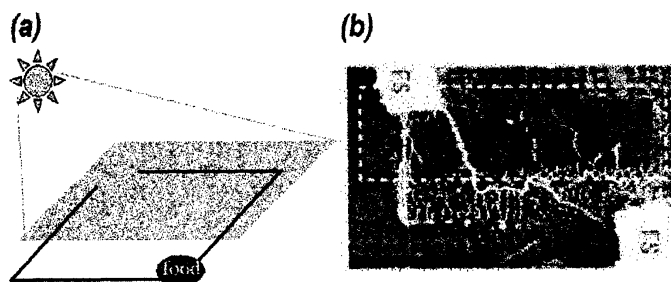


Figure 7: 変形体を使った重み付最短経路問題の実験。(a)は実験の模式図です。長方形領域上の変形体の対角上に餌を置き、長方形領域の上部にだけ強い光が当てました。(b)は実験結果です。明るい部分における管の長さを短くするような実験結果を得ました。

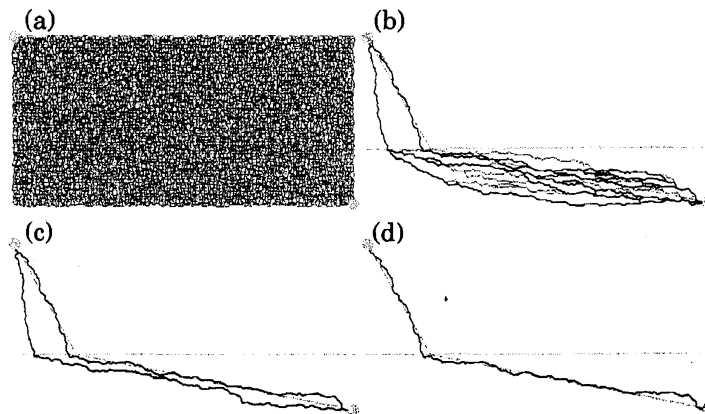


Figure 8: 光を当てた実験のシミュレーション結果です。光を当てた部分に対応するエッジでは r の値を高く設定しています。最終的には離散グラフ上の重み付の最短経路が正確に求まります。また、明るい部分の管の方が先に減衰する事も再現できています。

変形体の最適ネットワークについて

リング型容器を用いた実験において変形体は時として最短経路上に管を残すのではなく、長い方の経路上に管を残したり、両方の経路上に管を残しました。この節では管の成長方程式を変更することによって変形体の管ネットワークを再現します。特に2点間の流量が多い場合、変形体はその2点間に複数の管を作って複数の経路で2点間を連結します。このようにする事により、変形体は切断のリスクを減らす目的を達成していますが、変形体はどのようにしてその決定をしているのでしょうか？観察結果より変形体はある程度以上太い管を作る事はないので、ここでは管の成長方程式を次のように置き直します。

$$f(Q) = \frac{Q^\mu}{1 + Q^\mu} \quad (1)$$

これはすなわち、管の太さ D には上限 $1/r$ が存在するという事です。Fig.9はこの方程式の数値計算結果です。この結果から以下の事がわかります。Fig.9の(a)と(b)の最終状態では1本の管しか残っていないのに対し、(c)では両方の管が残る場合が安定になっています。また、(a)の方が(b)に比べて最終状態への収束が早いです。

このようになるメカニズムを考えてみましょう。粗く言えば(1)式は、流量が少ない時は $q^\mu (\mu > 1)$ のような下に凸な関数であり、流量が増えると $q^\mu (\mu < 1)$ のような上に凸な関数になっています。そのため、流量 Q が増えると $\mu > 1$ から $\mu < 1$ へ切り替わるような結果が得られる事が予想されます。すなわち2点間の流量 I_0 が多い場合には2本の管が残る状態が安定となります。

さて、どのような目的で変形体はこのような振舞うのでしょうか？2点間の流量 I_0 が少ない場合というのは変形体にとってこのネットワークがあまり重要ではないという事を意味します。そのため(b)に比べ変形体は2本の管のどちらを選ぶかを素早く決断する事ができます。この結果、変形体は管を構成していた体の部分を餌の摂取に早くまわす事ができます。また、2点間の流量 I_0 が多い場合はこのネット

ワークは変形体にとって重要であるという事になります。この場合には変形体は2本以上の管を残すことによって外敵による切断のリスクを減少させる事ができます。このようにして変形体は「2点間を何本の管で繋ぐか」という大域的ネットワーク問題を解決しています。

この事から局所的な情報しか持たない変形体であっても大域的な問題である最適ネットワーク問題の解決が可能であり、そのメカニズムは管の成長法則に内包されている事がわかりました。

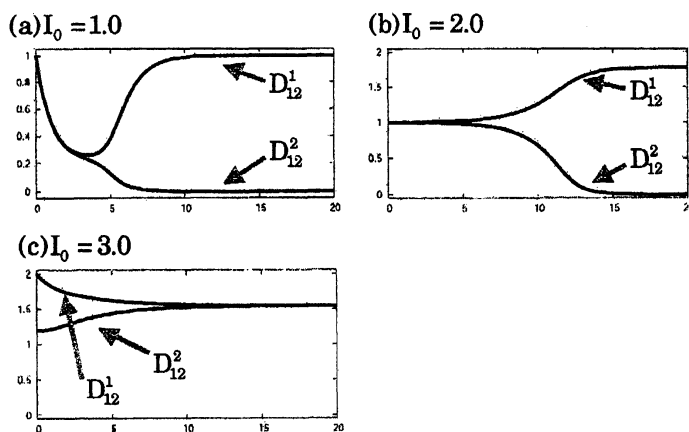


Figure 9: $I_0 = 1.0(a), 2.0(b), 3.0(c)$ の場合のシミュレーション結果です。縦軸は管の太さ D 、横軸は時間 t をあらわします。 $I_0 = 1.0$ の時は2点間の管内を通る原形質の流量が少ない場合に相当します。この場合、2点間のネットワークは変形体にとってはあまり重要ではないので、管の取捨選択を素早く行うような結果になっています。対して $I_0 = 3.0$ の場合は2点間を流れる原形質の流量は多い場合に相当します。このため変形体は両方の管を残し、切断のリスクを抑える目的を達成しています。

まとめ

以上の事から、変形体は大域的な問題である最短経路問題や最適ネットワーク問題を局所的な情報のみで解いている事がわかります。最短経路問題や最適ネットワーク問題に対するこの新手法は大変興味深く、現在、多分野への応用が期待されています。